



Mauro Mandrioli*

La natura in una galla: lo studio delle galle tra scienze naturali e storia della scienza

Riassunto

Le galle, strutture di varia forma la cui presenza sulle piante può essere indotta da virus, batteri, funghi, insetti e acari, sono state oggetto di studio e di accesa discussione a partire dal Seicento. Sebbene oggi poco studiate, la discussione sulla loro presenza e sul variare delle loro forme ha caratterizzato gran parte della storia delle scienze della vita da Francesco Redi a Charles Darwin tanto che al loro interno si celano non solo interazioni simbiotiche complesse, ma anche un'ampia parte della storia delle scienze della vita. Ripercorrere lo studio delle galle (disciplina nota come cecidologia) ci permette quindi di ricostruire l'opera di importanti naturalisti del calibro di Francesco Redi, Marcello Malpighi e Antonio Vallisneri, ma anche di riscoprire l'opera di Alessandro Trotter; botanico che a Modena mosse i primi passi come giovane studente nella seconda metà dell'Ottocento.

Abstract

The nature of galls: the study of galls in natural sciences and the history of science. Galls are structures of various shapes which have been investigated since the 17th century. They develop on plants due to viruses, bacteria, fungi, insects and mites. Although nowadays they are seldom studied, their presence and evolution has been discussed throughout the history of life sciences from Francesco Redi to Charles Darwin. Within galls, can be found not only complex symbiotic interactions but also a significant part of life science history. The analysis of the natural history of galls (a discipline known as cecidology) may allow not only the reconstruction of research carried out by important naturalists such as Francesco Redi, Marcello Malpighi and Antonio Vallisneri, but also the rediscovery of the work of the botanist Alessandro Trotter, who began his career as a young student in Modena in the second half of the 19th century.

Parole chiave: galle, simbiosi, evoluzione, cecidologia

Keywords: galls, symbiosis, evolution, cecidology

* Dipartimento di Scienze della Vita, Università di Modena e Reggio Emilia, via G. Campi n. 213/D, 41125 MODENA; e-mail: mauro.mandrioli@unimore.it.

1. Le galle e la generazione spontanea: Francesco Redi e l'origine di galle e insetti

Le galle, conosciute anche come cecidi, sono malformazioni a carattere escrescente che si formano sulle foglie, sui rami, sul tronco e sulle radici dei vegetali e dovute alla parassitosi di funghi, batteri, insetti o acari (Fig. 1). È in genere semplice riconoscere il tipo di parassita poiché ognuno di essi produce una galla differente per mezzo di un agente diverso.

Con le loro forme peculiari, le galle hanno attirato ben presto l'attenzione di numerosi naturalisti, tra cui quella del medico e naturalista italiano Francesco Redi (1626-1697), che a queste insolite strutture dedicò un intero manoscritto (Santini *et al.*, 1981). In particolare, Redi guardò con grande interesse non solo alla forma delle galle, ma anche alle possibili spiegazioni sulla loro origine, tanto che lui stesso riporta che per capirne la formazione «*nello spazio di tre o quattro anni, credo di aver aperto più di ventimila gallozzole*» (Onelli, 2017).

Alla luce di queste ripetute osservazioni, Redi suggerisce che, a suo avviso, «*la gallozzola nasce perché, arrivando la mosca nel tempo della primavera e facendo una piccolissima fessura né rami più teneri della quercia, in quella fessura nasconde uno de' suoi semi, il quale fosse cagione che sbocciasse fuori la gallozzola, e che mai non si vedessero galle o gallozzole o ricci o cornetti o calici o coccole, se non in que' rami nei quali le mosche avessero depositate le loro semenze; e mi dava ad intendere che le gallozzole fossero una malattia cagionata nelle querce dalle punture delle mosche*» (Redi, 1668). Le osservazioni di Redi lo inducono, quindi, a suggerire che la galla si formi nella pianta per l'azione di alcuni animali e, in particolare, in risposta all'attività di insetti. Nelle sue *Esperienze intorno alla generazione degl'insetti* Redi, infatti, scrive: «*ardirò di dire francamente che (...) non ho mai potuto trovare in esse un sol ragno, ma sempre mosche e varie generazioni di moscherini e di vermi, secondo la diversità di quei mesi nei quali io le apriva. (...) Egli è però vero che alle volte in qualche gallozzola, ma però sempre pertugiata, io vi ho trovato alcun ragnateluccio, il quale, nato ed allevato fuor di quella, si è per avventura intanato nel suo foro per ripararsi dalle ingiurie della stagione, in quella guisa appunto che giornalmente veggiamo negli screpoli degli alberi e ne' buchi delle muraglie quasi tutti gli altri ragni ricoverarsi*» (Redi, 1668).

Sulla base di ulteriori analisi (le galle sono ricorrenti negli appunti di Redi negli anni 1666 e 1667, in cui sono riportate esperienze fatte a Livorno, Firenze, Pisa e Vallombrosa; cfr. Tongiorgi Tomasi & Tongiorgi, 1997), Redi ritiene di avere capito perfettamente il significato funzionale della galla, tanto che scrive che facendo attente osservazioni «*si vede evidentissimamente che la prima e principale intenzione della natura è formare dentro di quelle un animale volante; vedendosi nel centro della gallozzola un uovo che, col crescere e col maturarsi di essa gallozzola, va crescendo e maturando anch'egli, e cresce*



Fig. 1 – Esempi di galle conservate nell'erbario cecidologico del Dipartimento di Scienze della Vita dell'Università di Modena e Reggio Emilia.

altresi a suo tempo quel verme che nell'uovo si racchiude; il qual verme, quando la gallozzola è finita di maturare e che è venuto il termine destinato al suo nascimento, diventa, di verme che era, una mosca; la quale, rompendo l'uovo

e cominciando a roder la gallozzola, fa dal centro alla circonferenza una piccola e sempre ritonda strada, al fine della quale pervenuta, abbandonando la nativa prigione, per l'aria baldanzosamente se ne vola a cercarsi l'alimento» (Redi, 1668).

Come riportato in un manoscritto inedito, conservato presso la Biblioteca Nazionale Centrale di Firenze, Redi ritenne particolarmente significative alcune sue osservazioni condotte su una pianta di quercia, in cui ebbe modo di osservare che *«la galla coronata che di luglio fiorisce nelle querce da principio è di color rosso, e piccolissima al tatto viscosa, quindi ingrossando diventa verde e poscia capellina ridotta ch'elle alla conveniente maturità. Questa galla ha come nel centro di se medesima un solo uovo reale e vero col suo guscio bianco tal quale appunto è quello degli uccelli, dentro di cui si trova un verme bianchissimo che a poco a poco spuntando quattro ali, due delle quali sopravanzano colla lunghezza l'estensione del ventre inferiore, si cangia in mosca di color lionato con due lunghi cornetti in testa dello stesso colore composti di sottilissime articolazioni»* (Santini et al., 1981).

Già nella seconda metà del Seicento, Redi aveva dunque intuito che la formazione delle galle era indotta da alcuni animali e da insetti in particolare. Inoltre, a suo avviso la loro origine doveva essere necessariamente studiata ricorrendo a osservazioni sul campo, così da disporre di evidenze chiare, aspetto che, per sua stessa dichiarazione in *Esperienze intorno alla generazione degl'insetti*, lo caratterizzano come *«nelle cose naturali il più incredulo uomo del mondo»*. Secondo Redi, quindi, si potevano formulare solamente su ciò era stato osservato direttamente, mentre tutto il resto non poteva che rimanere nel campo delle ipotesi (Onelli, 2017).

Il richiamo al metodo usato è interessante perché Redi, prendendo atto del fatto di non essere mai riuscito a osservare il momento esatto in cui il parassita depone l'uovo da cui trae origine la galla, ritenne di non avere sufficienti prove per sostenere che le galle fossero originate esclusivamente per l'induzione operata da animali, tanto da arrivare a suggerire che *«stimo non esser gran peccato in filosofia il credere che i vermi de' frutti sieno generati da quella stessa anima e da quella stessa natural virtude che fa nascere i frutti stessi nelle piante; e se bene in alcune scuole si tien per certo che una cosa men nobile non possa generarne una più nobile della generante, io me ne fo beffe, ed il solo esempio delle mosche e de' moscherini che nascono nelle gallozzole delle querce parmi che tolga via ogni dubbio: oltrechè questi nomi di più nobile e di men nobile son termini incogniti alla natura ed inventati per adattargli al bisogno delle opinioni or di questa or di quella setta, secondo che le fa di mestiere. Ma quando pure per le strepitose strida degli scolastici dovesse in ogni modo esser vero che dall'ignobili cose non si potessero produrre le più nobili, io non so per me vedere qual gran vergogna o quale stravagante paradosso*

mai sarebbe il dire che le piante, oltre alla vita vegetativa, godessero ancora la sensibile, la quale le condizionasse e le facesse abili alla generazione degli animali che da esse piante son prodotti» (Redi, 1668). Secondo il naturalista italiano, infatti, l'origine degli insetti nelle galle era tutt'altro che univocamente provata, per cui «se poi que' così fatti bachi delle nocciuole sieno generati dalla virtù prolifica dell'albero, o pure vi sieno entrati per di fuori, non è così facile il determinarlo, imperocchè, dal vedersi che quasi tutte l'altre maniere di frutti generano da per sé i vermi, parrebbe che anco il nocciuolo dovesse generargli; dall'altra parte potrebb'essere argomento non dispregevole che v'entrino per di fuora» (Redi, 1668).

Sebbene non si possa escludere che la prudenza di Redi sia da ricondurre, almeno in parte, alla volontà di non andare in conflitto con la chiesa cattolica (Santini *et al.*, 1981), al termine del proprio lavoro il naturalista italiano optò per una posizione di compromesso, che per altro divenne ben presto anche occasione di conflitto con il medico, anatomista e fisiologo Marcello Malpighi (1628-1694). Come infatti riporta Malpighi, secondo Redi si poteva ipotizzare che le galle avessero due differenti origini, per cui «una, perché venendo i bachi per di fuora e cercando l'alimento, col rodere si aprono la strada ed arrivano alla più interna midolla de'frutti e de'legni. L'altra maniera si è, che io per me stimerei che non fosse gran fatto disdicevole il credere che quell'anima o quella virtù, la quale genera i fiori, ed i frutti nelle piante viventi, sia quella stessa che generi ancora i bachi di esse piante. E chi sa forse che molti frutti degli alberi non sieno prodotti, non per un fine primario e principale, ma bensì per un uffizio secondario e servile, destinato alla generazione di que' vermi, servendo a loro in vece di matrice, in cui dimorino un prefisso e determinato tempo; il quale arrivato, escan fuora a godere il sole» (Malpighi, 1675-1679).

Considerato il ridotto interesse che oggi destano le galle in ambito scientifico, può essere sorprendente constatare che nella seconda metà del Seicento lo studio delle galle era al centro di un acceso dibattito tra coloro che sostenevano la generazione spontanea e quanti invece iniziavano a trovare questa proposta insostenibile in base alle osservazioni realizzabili in natura.

Per approfondire ulteriormente la posizione di Redi e capirne la natura [prudenza o eccesso di zelo?], può essere interessante riprendere alcuni punti presenti in una lettera che il naturalista toscano inviò al medico ferrarese Giuseppe Lanzoni (1665-1730). Il richiamo a questa lettera permette non solo di allargare lo sguardo sulla posizione di Redi sulle galle, ma anche di includere nella discussione alcune idee del botanico italiano Alessandro Trotter (1874-1967), che come vedremo nelle prossime sezioni di questo articolo, è stato tra i più attivi studiosi di cecidiologia in Italia tra la fine dell'Ottocento e l'inizio del Novecento. In particolare, Trotter mise in serio dubbio che Redi fosse realmente convinto dell'origine spontanea degli insetti galligeni nelle

piante (Trotter, 1899) e questa sua proposta era in accordo con quanto avevano già proposto prima di lui sia Ranieri Gerbi nel 1794 che Carlo Livi nel 1858. Trotter, in particolare, ritenne interessante riprendere il passaggio di una lettera inviata da Redi a Giuseppe Lanzoni (la stessa citata anche da Livi) in cui Redi scriveva *«al suo buon gusto, o gentilissimo Sig. Lanzoni, non piace (...) la mia opinione circa l'anima delle piante che fa nascere li moscherini delle gallonzole delle querce (...); e per vero dire, me la lasciai cader dalla penna quasi per forza; spero però, se avrò vita e salute, di spiegarmi un poco meglio nel pubblicare altre mie osservazioni, quali vado ripulendo di giorno in giorno ed allora vedrà la luce la Storia de' vari e diversi frutti ed animali, che dalle querce e da altri alberi sono generati da me già promessa alla curiosità degli investigatori delle cose naturali»* (Trotter, 1899). Secondo questo testo, Redi non era in alcun modo un sostenitore della generazione spontanea, ma riteneva che fossero per lui necessarie ulteriori evidenze per giungere ad una conclusione scientificamente supportata, per cui Redi dichiarava di voler tornare con la dovuta calma su questo tema.

Una posizione diversa era stata, invece, suggerita da Gerbi (1794) che da un lato criticava Redi, ma dall'altro invitava a valutarne l'opera nel complesso tanto da scrivere: *«attribuì egli alle piante un'anima vegetativa, cui dette l'incarico di produrre queste escrescenze, e i loro abitatori, ma temendo che per un'anima semplicemente vegetativa fosse questa per avventura un'azione troppo nobile, era questi disposto a farla divenir sensitiva. Ella è in Vero cosa assai umiliante per lo spirito umano, e tale da ispirare la massima diffidenza di sé anche ai più esatti, e felici ragionatori, il vedere, che un uomo di sì raro ingegno abbraccia una sì ridicola ipotesi, e l'abbraccia dopo di averla lungamente tenuta in confronto con la verità, poiché egli era in principio molto inclinato a credere, che gl'insetti deponessero sulle foglie, e sulla scorza delle piante le loro uova, onde nascessero i vermetti, che trovansi entro le galle. La quale opinione si dice, che egli pienamente abbracciasse in ultimo, quando ebbe notizia delle osservazioni del Malpighi. Lo dice il Malpighi stesso in Oper. Posthum. Edit, Venet. pag. 78»* (Gerbi, 1794). Secondo Gerbi, pertanto, l'opera di Redi deve essere valutata nel suo complesso e tenendo conto del modo in cui il naturalista aretino affrontava i problemi scientifici che studiava.

Un interessante invito a giudicare con prudenza la posizione di Redi sulle galle venne formulato anche dal modenese Leonardo Salimbeni, secondo il quale l'aspetto principale risiedeva nel metodo usato da Redi (Salimbeni, 1863). In particolare, secondo Salimbeni, la chiave per risolvere il problema della presunta generazione spontanea degli insetti nelle galle risiedeva nell'avere a disposizione osservazioni precise: *«da lungo tempo l'uomo avido di sapere studiava il fenomeno della generazione e cercava di carpire alla natura il segreto delle riproduzioni animali e vegetali (...). Soltanto quando si imparò*

ad osservare, si vide che gli individui di una data specie procreano individui della medesima specie e che la Provvidenza ha governato con prudenti e mirabilissime leggi la conservazione e propagazione degli animali che hanno vita, moto e senso in diverso grado». La posizione di Redi doveva essere quindi ricondotta all'assenza di osservazioni dirette della deposizione delle uova, tanto che «*conviene però notare che il Redi stesso non mostrava in tale credenza quella convinzione che negli altri suoi scritti scaturisce piena e ferma, quale frutto di pazienti indagini e studi maturi*» (Salimbeni, 1863).

L'opera di Redi sulle galle non venne mai pubblicata, ma grazie ai suoi numerosi testi oggi disponibili, è ragionevole accogliere la proposta di Trotter e Salimbeni di non annoverare Redi tra i sostenitori della generazione degli insetti dalle piante, prendendo atto del fatto che la sua ipotesi «*benché assurda, sia stata solo temporanea*» (Salimbeni, 1863) e fu quindi il frutto di un lavoro che necessitava di ulteriori osservazioni prima di giungere a conclusioni da lui giudicate sufficientemente supportate.

2. Marcello Malpighi e Antonio Vallisneri: lo studio delle galle per la confutazione della generazione spontanea

La proposta di Redi che le galle derivassero dalle virtù zoogenetiche delle piante venne aspramente critica da numerosi naturalisti italiani, tra cui in particolare Marcello Malpighi, che per primo si adoperò per porre in evidenza l'errore di Redi.

Partendo da attente osservazioni condotte sui “*bachi della frutta*” e sulla deposizione delle loro uova nei frutti, Malpighi aveva sviluppato l'idea che anche le galle delle querce avessero un'origine del tutto analoga. In particolare, Malpighi (a differenza di Redi) era riuscito a osservare un insetto galligeno nell'atto di pungere e introdurre nei germogli di una quercia il proprio apparato ovodepositore, giungendo pertanto alla conclusione che le galle fossero generate da un liquido che l'insetto iniettava nei tessuti vegetali, con la funzione di proteggere l'uovo deposto e poi alimentare la larva che ne sarebbe nata (Malpighi, 1675-1679). In particolare, le galle nella proposta di Malpighi si formavano per la reazione fra il veleno inoculato dagli insetti e un supposto acido vetriolico, contenuto nei tessuti vegetali. Questa proposta, in realtà suggerita senza reali evidenze, venne poi fatta propria (senza il riferimento all'acido vetriolico) anche da naturalisti del calibro di Friederich Hartig, Charles Darwin e Henri de Lacaze-Duthiers, che elevarono questa proposta a teoria (Malpighi, 1675-1679).

Nell'idea di Malpighi quanto osservato sulle galle era perfettamente in linea con le osservazioni fatte su altri viventi che vivono e si nutrono di tessuti o parte di piante. Quest'ultime sono, infatti, continuamente danneggiate da

molti insetti che le usano sia come alimento che per deporvi le uova con la conseguente produzione di strutture (le galle appunto), che svolgerebbero per la larva la funzione di una sorta di “*utero sostitutivo*” (Malpighi, 1675-1679). Malpighi assimila, quindi, gli animali che inducono le galle (oggi chiamati zoocecidi) alle “*mosche*”, che depongono le proprie uova nella frutta per favorire lo sviluppo delle loro larve. In particolare, Malpighi assimila l’ovopositore degli insetti galligeni a quello dell’ape per il fatto che in entrambi i casi è presente una struttura cava, tramite cui viene iniettato un veleno, che nel caso degli zoocecidi non serve per uccidere la preda o il nemico, ma per indurre la formazione della galla.

Questo raffronto è decisamente evocativo, perché anche il naturalista inglese Charles Darwin ne *L’Origine delle specie* (1864) fece un paragone del tutto simile, tanto che da suggerire che «*il pungiglione dell’ape sia in origine stato impiegato da un remoto progenitore a guisa di strumento per perforare o per segare (non altrimenti di ciò che si osserva in molti altri membri dello stesso grande ordine), e che fu poi modificato, ma non perfezionato, per l’oggetto a cui serve presentemente, col veleno dapprima adatto ad altro ufficio, come, per esempio, a produrre delle galle*» (Darwin C., 1864).

Un aspetto di novità introdotto da Malpighi è legato al fatto che secondo le sue osservazioni al variare delle necessità alimentari e più in generale delle esigenze degli insetti galligeni, potevano cambiare sia le piante ospiti usate, che la parte della pianta utilizzata, a giustificare il fatto che le galle avessero forme differenti e comparissero solamente su alcune piante e non su altre (Malpighi, 1675-1679). Come però ben evidenziato dal botanico Caro Benigno Massalongo (1898), Malpighi non realizzò che forme diverse a volte rispecchiavano semplicemente un diverso stadio di sviluppo della stessa galla e dall’altro «*Malpighi non sembra aver intuito che determinati animali fossero sempre gli autori di determinate galle, in guisa cioè che dai caratteri di quest’ultime si poteva determinare la specie del cecidiozoo che le generava*» (Massalongo, 1898).

La proposta di Malpighi sull’origine delle galle venne ulteriormente sviluppata da Antonio Vallisneri (che con Malpighi si era formato all’Università di Bologna), il quale si dedicò con grande attenzione al tema ampiamente dibattuto dell’origine delle galle delle querce, dei salici e di altre piante al fine di confutare la tesi della loro generazione spontanea proposta da Redi (Generali, 2019). Le difficoltà incontrate dal naturalista padovano non furono però poche, data la molteplicità di insetti che, pur senza averle prodotte, può utilizzare le galle come rifugio (Giannetti *et al.*, 2021). Vallisneri, inoltre, non poteva sapere che non sono solamente gli insetti che possono indurre la formazione di galle (che possono essere causate anche da acari, batteri, virus e funghi), così come ignorava il fatto che anche gli afidi (che essendo partenogenetici non

producono uova) ne possono indurre la formazione (Massalongo, 1898). Nonostante queste difficoltà, Vallisneri riuscì a mettere in atto una straordinaria attività di ricerca, che lo portò a sviluppare «tecniche e abilità di osservazione particolarmente raffinate, in grado di cogliere con chiarezza anche particolari minuti in contesti ambientali assai difficoltosi da penetrare per il naturalista» (Generali, 2019).

Mettendo a frutto l'esperienza acquisita studiando i parassiti di diversi animali, Vallisneri si dedicò allo studio delle galle presenti su querce, olmi e altre piante, registrando numerose osservazioni nei suoi *Quaderni* (Generali, 2019). In particolare, il naturalista padovano studiò con attenzione il ciclo biologico degli insetti che vedeva nelle galle, mostrando che alcuni di questi in realtà realizzavano il proprio ciclo vitale usando galle già presenti sulle piante (e non da loro create), raccolse galle che rinchiuso in vasetti e annotò moltissime osservazioni, tanto da arrivare a supportare la proposta di Malpighi con una enorme quantità di prove ed osservazioni (Generali, 2019).

La memoria scientifica più significativa fu pubblicata da Vallisneri prima nel 1706, con lo pseudonimo di Ettore della Valle, e poi nel 1713 in forma di *Lettera al Signor Lorenzo Patarol*. In tali opere il naturalista patavino illustrava con numerosi dettagli il ciclo biologico della mosca dei rosai (responsabile della formazione delle galle sulla rosa canina), includendo anche la descrizione delle modalità di deposizione delle sue uova nella corteccia delle rose e la struttura del suo aculeo ovopositore. A queste opere, Vallisneri fece poi seguire la pubblicazione delle *Riflessioni intorno la maniera sinora creduta del nascere degl'insetti*, in cui confutava definitivamente non solo la tesi della generazione spontanea, ma anche quella della nascita dei galligeni dalle piante (Generali, 2019). Le pagine dedicate da Vallisneri alle galle sono, ancora oggi, di particolare interesse storico, perché mostrano non solo la sua scrittura vivace ed efficace nel dare testimonianza delle osservazioni fatte, ma anche le sue capacità di inserirle in una prospettiva teorica solida, mirata alla comprensione delle leggi naturali, di cui le galle divengono casi esemplari.

3. Tra galle e collezioni cecidologiche: Alessandro Trotter e lo studio delle galle tra fine Ottocento e inizio Novecento

Tra i naturalisti che hanno fornito i contributi più interessanti alla storia naturale delle galle vi è sicuramente il botanico Alessandro Trotter, che si dedicò non solo alla ricerca di galle e alla loro sistematica, ma anche alla ricostruzione della loro storia naturale. In particolare, Trotter arrivò a suggerire che la forma e la struttura delle galle fosse il frutto di una continua evoluzione, in cui la capacità cecidiogenica negli animali si era andata perfezionando nel corso del tempo, così come quella delle piante di ridurre il danno che le galle potevano

arrecare. «*Quale è – si chiedeva Trotter – la compartecipazione propria dei due simbiotici nel determinare le particolarità morfologiche della galla? Quale cioè la parte spettante al cecidozoo e quale alla pianta?»* (Trotter, 1922).

Come ben riassumeva Trotter, per molto tempo si è attribuito «*al cecidozoo una facoltà quasi onnipotente, come se da questa dovesse esclusivamente dipendere tutta la costruzione della galla, fino nei suoi più minuti particolari*». Tra coloro che proponevano una simile visione di evoluzione delle galle possiamo annoverare anche il naturalista inglese Charles Darwin che, nel capitolo dell'*Origine delle specie* (1864) dedicato agli effetti dell'abitudine e dell'uso e non-uso degli organi, suggeriva che il variare della forma delle galle riflettesse un cambiamento nella composizione del "veleno" dell'insetto che induceva la galla. Scriveva infatti Darwin: «*alcuni fatti, come sarebbero i tumori complicati e straordinari che si formano invariabilmente nelle piante per effetto di una gocciolina di veleno di un insetto che produce galle, dimostrano quali particolari modificazioni possano risultare nelle piante da un cambiamento chimico nella natura del succo*».

Nella proposta di Trotter la pianta giocava, invece, un ruolo attivo nella formazione della galla, che spiegherebbe anche il fatto che le galle di una data specie di insetto si formano solamente in alcune parti della pianta e non in altre: «*La compartecipazione morfologica della pianta è invece, io ritengo, diretta e attiva, non inferiore, per lo meno, a quella che dobbiamo ritenere propria dell'insetto*» (Trotter, 1922). La galla è dunque frutto dell'interazione tra la capacità del cecidozoo di indurne la formazione e quella della pianta di costruire la galla in determinati momenti e tessuti raggiungendo, quindi, una sorta di compromesso tra le necessità dell'ospite/parassita e quello della pianta o, volendo riprendere la proposta di Trotter, il compromesso «*tra due forze contrarie (...) ma tendenti all'equilibrio*» (Trotter, 1922). Spingendosi ulteriormente in avanti nella propria proposta, Trotter arrivò anche a suggerire che «*lo schema morfologico sia fornito dalla pianta e per nulla determinato dal cecidozoo*» (Trotter, 1922), ad indicare che la galla fosse una sorta di deviazione nello sviluppo morfologico della pianta, ma che tale variazione era però vincolata dalle specifiche caratteristiche dei tessuti in cui essa veniva a formarsi. Il galligeno non determinerebbe quindi la forma della galla, ma semplicemente l'instaurarsi della deviazione morfologica, rendendo il cecidozoo «*destinato a fornire un eccitamento generico alla produzione della galla*» (Trotter, 1922). Andando nei fatti (seppure non citato) a riprendere il ragionamento suggerito da Darwin sulle galle, Trotter riteneva che «*l'ammettere per ogni specie di galla la necessità di un liquido qualitativamente diverso, dalla cui influenza diretta dovrebbero sorgere tutte le più piccole particolarità morfologiche strutturali della galle, parmi ipotesi così artificiosa ed incompleta (...) da non potersi neppure discutere*» (Trotter, 1922).

Le galle sarebbero pertanto, nella proposta formulata da Trotter, attestazioni della plasticità morfologica delle piante e sarebbero in grado di svilupparsi solamente in piante con una *attitudine o predisposizione* (Trotter, 1922) innata alla produzione di nuove strutture. La presenza di modificazioni o variazioni nelle galle non rispecchierebbe altro che l'azione di fenomeni evolutivi anche perché «*essendo le galle produzioni di remotissima esistenza, debbono aver accompagnato l'evoluzione della pianta (...) seguendola nelle sue vicissitudini geografiche*» (Trotter, 1922).

Quest'ultimo passaggio è molto interessante perché da un lato pone il tema dell'antichità della formazione delle galle e dall'altro però lascia aperti importanti quesiti sul perché si formino le galle. Su quest'ultimo punto Trotter prende le distanze da posizioni comuni a inizio Novecento che nei fatti rimandano a idee lamarckiane dell'evoluzione. Ad esempio, secondo il naturalista e botanico italiano Edoardo Beccari: «*mi sembra che vi siano motivi per credere che anche nella produzione delle galle (...) abbia una gran parte l'eredità. Forse in principio, gli insetti offendendo i rami e foglie di certe piante per depositare le uova non davano luogo a produzioni di galle, ma cagionavano solo delle ferite ingiuriose. Nel seguito, il continuo stimolo ha dato origine alle escrescenze o galle rendendo così compatibile la presenza degli insetti colla salute delle piante. Secondo questo modo di vedere, la galla non potrebbe formarsi altro che in quelle specie, varietà o razze nelle quali gli stimoli degli insetti galligeni hanno avuto luogo costantemente e per lungo tempo*» (Beccari, 1884-1886).

La galla rappresenterebbe la risposta a uno stimolo ripetuto della pianta da parte del galligeno. Questa idea è ulteriormente ribadita da Beccari che nello stesso articolo scrive: «*nelle lesioni in cui si vengono ad interessare delle cellule nelle quali il protoplasma sia allo stato plastico, questo potrà irritarsi, contrarsi, agglomerarsi e dar luogo a segmentazione anormale e a sviluppo straordinario di tessuto cellulare. Ciò è quanto si osserva nella produzione delle galle. L'alterazione subita potrà rendersi ereditaria, se la lesione sarà più volte ripetuta nel medesimo luogo ed in identiche circostanze*» (Beccari, 1884-1886).

La proposta di Beccari riprende pienamente diversi elementi della teoria formulata dal naturalista francese Jean-Baptiste de Lamarck (1744-1829), che vedeva le modificazioni morfologiche come il risultato di uno stimolo persistente e la possibilità di una loro successiva trasmissione grazie all'eredità dei caratteri acquisiti (Lamarck, 1809). È, inoltre, molto interessante il riferimento all'*irritarsi e contrarsi* del protoplasma, che richiama l'opera del medico inglese Erasmus Darwin – nonno di Charles – anch'esso sostenitore dell'eredità dei caratteri acquisiti, secondo cui i sistemi sensoriali sia animali che vegetali si baserebbero sugli effetti dell'irritazione dello *Spirito di Animazione* da cui deriverebbero contrazioni alla base del sistema sensoriale degli animali (Darwin E., 1803).

A differenza di Beccari, Trotter non ritenne particolarmente interessante fare ipotesi su come le piante hanno evoluto la capacità di formare le galle, quanto di doversi concentrare sui meccanismi alla base della loro formazione. In merito a questo aspetto, Trotter riprese alcune proposte formulate dallo zoologo ed entomologo inglese Theodore Dru Alison Cockerell (1866-1948), secondo cui le galle rappresentano una sorta di compromesso tra galligeno e pianta. Nello specifico, la galla non sarebbe una risposta non controllata dei tessuti della pianta all'azione del galligeno (non sarebbe quindi una sorta di tumore), quanto una precisa strategia per arginare i danni che le infestazioni di insetti potrebbero arrecare alle piante: *«supponiamo ora che tutti i vegetali che si nutrono internamente fossero originariamente minatori di foglie, ma che alcuni avessero la tendenza a causare rigonfiamenti in cui si nutrivano. Questi ultimi sarebbero meno dannosi alle piante, e maggiore sarà la vitalità delle piante, maggiore sarà il loro nutrimento; e così a poco a poco le galle globulari e le altre galle altamente specializzate e meno dannose si svilupperebbero, per selezione naturale, a beneficio non solo dell'insetto, ma anche della pianta»* (Cockerell, 1890). Secondo l'entomologo inglese in assenza di galle le piante sarebbero danneggiate eccessivamente dai galligeni, tanto che a suo avviso *«se tutti i produttori di galle oggi esistenti potessero improvvisamente essere trasformati in minatori di foglie, i generi Quercus, Rosa e Salix, ora così dominanti, scomparirebbero in breve tempo dalla faccia della terra»* (Cockerell, 1890).

La proposta di Cockerell apparve a Trotter eccessivamente finalistica, tanto da classificarla come una sorta di teleologismo evolutivo, ma il botanico italiano trovò invece interessante il suggerimento che piante e cecidozoi potessero contribuire in pari modo alla formazione delle galle, la cui presenza era il frutto di una coevoluzione. Sebbene fosse perplesso sulla possibilità che ci potessero essere parallelismi tra la filogenesi delle piante e quelle dei galligeni, Trotter osservava che esiste *«uno sviluppo assai variabile della attitudine cecidogenetica presso le specie talora di uno stesso genere (...). In altri termini a galle poco differenziate potrebbero corrispondere tipi più evoluti di cecidozoi od anche viceversa»* così che esisterebbe una *«indipendenza evolutiva delle galle dall'evoluzione sistematica dei cecidozoi»* (Trotter, 1922). Trotter suggeriva dunque che la comparsa della capacità di formare galle non fosse il frutto di una evoluzione lineare, quanto di una convergenza evolutiva indipendente, comparsa, probabilmente, in tempi differenti in un insieme molto eterogeneo di *taxa* che rappresentano gli attuali cecidozoi. Questo aspetto è di particolare interesse perché Trotter rifuggiva dalla tentazione di usare le forme attuali delle galle per costruire serie evolutive lineari nella loro evoluzione, consapevole del fatto che ciò che noi oggi vediamo può solo in parte raccontare ciò che è avvenuto in passato.

A questo proposito Trotter si interrogava anche in merito a quanto fosse antica la capacità di indurre la formazione delle galle e in particolare si chiedeva se essa fosse comparsa una sola volta nel corso dell'evoluzione oppure se si fosse originata molteplici volte in modo indipendente nelle specie galligene: «*La facoltà cecidogenetica ha essa preceduto o seguito la differenziazione sistematica dei cecidozoi? In altre parole, tale facoltà si è sviluppata nei cecidozoi attuali posteriormente alla differenziazione dei loro caratteri morfologici specifici?*» (Trotter, 1921-1923). Purtroppo, l'assenza di adeguati strumenti di indagine rese impossibile nella prima parte del Novecento dare risposte adeguate a questo quesito, che solo nell'ultimo decennio è stato risolto grazie alla genetica molecolare.

4. Lo studio delle galle nelle bioscienze moderne

A distanza di oltre trecentocinquanta anni dalla pubblicazione di Redi (1668), le galle continuano ad essere un ricorrente oggetto di studio, anche grazie al ricorso a vere e proprie collezioni definite raccolte cecidologiche (Fig. 2). Ad oggi, ad esempio, è nota la loro presenza in circa 15.000 specie di piante vascolari in tutto il mondo (Dreger-Jauffret & Shorthouse, 1992; Espírito-Santo & Fernandes, 2007; Mandrioli *et al.*, 2024), così come è stata ampiamente studiata sia la loro forma che il modo in cui la forma delle galle è legata sia alla tipologia di pianta che di specie galligena (Raman *et al.*, 2005). Le galle possono, infatti, avere forme diverse, che vanno da semplici strutture sferiche a forme più complesse, che includono spine o strutture intricate, ma il loro aspetto esterno è solitamente influenzato in particolare dallo specifico agente galligeno (Raman *et al.*, 2005; Mandrioli *et al.*, 2024). Ad esempio, una caratteristica distintiva delle galle originate da insetti risiede nella loro simmetria esterna, che può essere radiale o bilaterale, mentre le galle di origine batterica e fungina hanno solitamente morfologie amorfe (Raman *et al.*, 2005; Mandrioli *et al.*, 2024).

In modo sorprendente, considerata la grande abbondanza di piante che formano galle e l'elevato numero di naturalisti che le hanno studiate, la conoscenza dei meccanismi molecolari alla base della formazione delle galle è ancora scarsa e, sorprendentemente, numerose domande sulla loro origine sono ancora senza risposta (Giron *et al.*, 2016; Takeda *et al.*, 2019; Maderspacher, 2021). Ad esempio, è ancora in corso un'ampia discussione in merito a quanto le proprietà della galla siano determinate dai geni della specie galligena e quale sia invece il ruolo dei geni delle piante (Maderspacher, 2021), sebbene un crescente numero di pubblicazioni stia da alcuni anni suggerendo che siano i geni della pianta a determinare sia la forma che la posizione della galla sulla pianta (Takeda *et al.*, 2019). È però interessante osservare che le galle indotte

da insetti di specie filogeneticamente molto vicine sulla stessa specie vegetale (come accade con diverse specie di vespe cinipidi su piante di quercia) sono facilmente distinguibili per forma, tanto che la varietà delle galle è utilizzata per definire la biodiversità dei galligeni presenti.



Fig. 2 – Esempio di raccolta cecidologica. Questa raccolta venne assemblata e distribuita dal botanico ed entomologo Willem Marius Docters Van Leeuwen ed è oggi conservata presso il Museo Botanico dell'Università di Padova.

Il fatto che vi sia una stretta relazione tra la forma della galla e il genoma della specie galligena ha spinto alcuni Autori a suggerire che le galle possano rappresentare una sorta di fenotipo esteso [riprendendo un termine introdotto dall'evoluzionista inglese Richard Dawkins nel 1982] del galligeno, in cui un gene in un organismo (l'induttore della galla) manifesta il fenotipo corrispondente unicamente in un'altra specie (la pianta) da cui è separata da miliardi di anni di evoluzione (Raman *et al.*, 2005; Maderspacher, 2021).

Grazie alla possibilità, oggi molto comune, di studiare processi biologici a livello molecolare, è emerso che i geni utilizzati da batteri, acari e insetti per indurre la formazione di galle non solo sono diversi, ma appartengono a famiglie geniche che svolgono funzioni molto differenti (Zhao *et al.*, 2015; Schultz *et al.*, 2019; Korgaonkar *et al.*, 2021), a suggerire che la capacità di indurre le galle potrebbe essere stata più volte "inventata" nel corso dell'evoluzione da più specie galligene in modo indipendente. In modo analogo, è stato osservato che alcune piante hanno sviluppato una sorta di resistenza all'azione delle specie galligene, tanto che, ad esempio, all'interno di uno stesso genere (quale, ad esempio, il genere *Quercus*) possono essere presenti piante in cui nessun ospite è in grado di indurre la formazione di galle (Dreger-Jauffret & Shorthouse, 1992). Ciò significa che le piante hanno, in un certo senso, costretto le specie galligene a evolvere nuovi meccanismi molecolari per alterare lo sviluppo della pianta e favorire la formazione delle galle (Zhao *et al.*, 2015; Schultz *et al.*, 2019; Korgaonkar *et al.*, 2021). È interessante osservare che le specie galligene nei fatti sono dei formidabili *biohacker* che hanno evoluto la capacità di manipolare con precisione il genoma vegetale a proprio vantaggio (Schultz *et al.*, 2019).

A rendere ancora più interessante l'evoluzione dei meccanismi molecolari per la formazione delle galle, vi è l'osservazione secondo cui in alcuni insetti un ruolo determinante nell'induzione della galla è svolto da batteri simbiotici dell'insetto (Gätjens-Boniche, 2019). Partendo da osservazioni simili, gli entomologi Bartlett & Connor (2014) hanno ipotizzato che alcuni insetti potrebbero non aver evoluto in modo indipendente la capacità di indurre le galle, ma avrebbero acquisito i geni necessari da batteri che ospitavano come endo-simbionti. Nel complesso, quindi, le galle sembrano essere esempi perfetti di quelle infinite forme belle e meravigliose che Darwin citava a conclusione de *L'origine delle specie*.

Sebbene siano ancora oggi necessarie ulteriori analisi per comprendere meglio l'induzione delle galle, è però possibile abbandonare l'idea che le galle siano banali escrescenze vegetali o semplicemente ammassi assimilabili a tumori, perché esse sono strutture ben definite, che derivano da precise, seppure ancora non chiarite, interazioni molecolari, motivo per cui, non sarà il solo Redi ad "aver aperto più di ventimila gallozzole" per carpirne i segreti.

Bibliografia

- BARTLETT L., CONNOR E.F., 2014 – *Exogenous phytohormones and the induction of plant galls by insects*. *Arthropod-Plant Interactions*, **8**, pp. 339-348.
- BECCARI O., 1884-1886 – *Piante ospitatrici. Raccolta di osservazioni botaniche intorno alle piante dell'arcipelago Indo-Malese e Papuano pubblicata da Odoardo Beccari, destinata principalmente a descrivere ed illustrare le piante da esso raccolte in quelle regioni durante i viaggi eseguiti dall'anno 1865 all'anno 1878*. Reale Istituto di Studi Superiori Pratici e di Perfezionamento, vol. **2**, pp. 7-284, Firenze.
- COCKRELL T., 1890 – *Galls*. *Nature*, **41**, pp. 344-386.
- DARWIN C., 1864 – *Sulla origine delle specie per elezione naturale, ovvero conservazione delle razze perfezionate nella lotta per l'esistenza*. Traduz. a cura di Giovanni Canestrini & Leonardo Salimbeni, Zanichelli, Modena.
- DARWIN E., 1803 – *Zoonomia ovvero leggi della vita organica*. 6 Voll., Pirotta, Milano.
- DAWKINS R., 1982 – *The extended phenotype*. Oxford University Press - New York, USA.
- DREGER-JAUFFRET F., SHORTHOUSE J.D., 1992 – *Diversity of gall-inducing insects and their galls*. In: J.D. Shorthouse & O. Rohfritsch (eds.) "Biology of insect-induced galls", pp. 8-33, Oxford University Press.
- ESPIRITO-SANTO M.M., FERNANDES G.W., 2007 – *How many species of gall-inducing insects are there on earth, and where are they?* *Annals of the Entomological Society of America*, **100**, pp. 95-99.
- GÄTJENS-BONICHE O., 2019 – *The mechanism of plant gall induction by insects: revealing clues, facts, and consequences in a cross-kingdom complex interaction*. *Revista de Biologia Tropical*, **67**, pp. 1359-1382.
- GENERALI D., 2019 – *Un fronte della battaglia contro la tesi della generazione spontanea. Gli studi di Antonio Vallisneri sull'origine degli insetti delle galle e di altri parassiti di piante e animali*. In: D. Generali (a cura di) "Ex ovo omnia. Parassitologia e origine delle epidemie nelle ricerche e nell'opera di Antoni Vallisneri", Olschki Editore, Firenze.
- GERBI R., 1794 – *Storia naturale di un nuovo insetto*. Cambiagi, Firenze.
- GIANNETTI D., MANDRIOLI M., SCHIFANI E., CASTRACANI C., SPOTTI F.A., MORI A., GRASSO D.A., 2021 – *First report on the acrobat ant *Crematogaster scutellaris* storing live aphids in its oak-gall nests*. *Insects*, **12**, e108.
- GIRON D., HUGUET E., STONE G.N., BODY M., 2016 – *Insect-induced effects on plants and possible effectors used by galling and leaf-mining insects to manipulate their host-plant*. *Journal of Insect Physiology*, **84**, pp. 70-89.
- KORGAONKAR A., HAN C., LEMIRE A.L., SIWANOWICZ I., BENNOUNA D., KOPEC R.E., ANDOLFATTO P., SHIGENOBU S., STERN D.L., 2021 – *A novel family of secreted insect proteins linked to plant gall development*. *Current Biology*, **31**, pp. 1836-1849.
- LAMARCK J.B., 1809 – *Philosophie zoologique*. Dentu, Paris. Traduz. italiana di G. Barsanti "Filosofia zoologica", La Nuova Italia, Firenze (1976).
- LIVI C., 1858 – *Opuscoli di storia naturale di Francesco Redi con un discorso e note di Carlo Livi*. Le Monnier, Firenze.
- MADERSPACHER F., 2021 – *Cecidology: anatomy of a biohack*. *Current Biology*, **31**, pp. R430-R433.
- MALPIGHI M., 1675-1679 – *Anatome Plantarum*. Johannis Martyn, Londini.
- MANDRIOLI M., TONETTI L., BELTRAME T., CANADELLI E., 2024 – *From galls to cecidological herbaria: the role of gall collections in modern life sciences*. *Life*, **14**, e452.
- MASSALONGO C., 1898 – *Le galle nell'Anatome Plantarum di M. Malpighi*. *Malpighia*, **12**, p. 25.
- ONELLI C., 2017 – *La retorica dell'esperimento: per una rilettura delle Esperienze intorno alla generazione degli insetti (1668) di Francesco Redi*. *Italian Studies*, **72**, pp. 42-57.
- RAMAN A., SCHAEFER C.W., WITHERS T.M., 2005 – *Galls and gall-inducing arthropods: an overview of their biology, ecology, and evolution*. In: A. Raman, C.W. Schaefer & T.M. Withers (eds.) "Biology, ecology, and evolution of gall-inducing arthropods", pp. 1-33, Science Publishers Inc., New Hampshire, USA.
- REDI F., 1668 – *Esperienze intorno alla generazione degli insetti*. All'Insegna della Stella, Firenze.
- SALIMBENI L., 1863 – *Sulla eterogenia ovvero sulla generazione spontanea*. Zanichelli, Modena.
- SANTINI L., TOMASI TONGIORGI L., TONGIORGI P., 1981 – *Francesco Redi e il problema delle galle: un manoscritto inedito e la relativa iconografia*. *Redia*, **XIV**, pp. 349-388.
- SCHULTZ J.C., EDGER P.P., BODY M.J.A., APPEL H.M., 2019 – *A galling insect activates plant reproductive programs during gall development*. *Science Reports*, **9**, e1833.
- TAKEDA S., YOZA M., AMANO T., OHSHIMA I., HIRANO T., SAT M.H., SAKAMOTO T., KIMURA S., 2019 – *Comparative*

transcriptome analysis of galls from four different host plants suggests the molecular mechanism of gall development. PLoS One, **14**, e0223686.

- TONGIORGI TOMASI L., TONGIORGI P., 1997 – *Il naturalista e il cappellano. Osservazione della natura e immagini dal naturale in Francesco Redi.* In: W. Bernardi, G. Pagliano, L. Santini, F. Strumia, L. Tongiorgi Tomasi & P. Tongiorgi (a cura di) “Natura e immagine. Il manoscritto di Francesco Redi sugli insetti delle galle”, EtS Edizioni, Pisa.
- TROTTER A., 1899 – *Credette Redi davvero che le galle e i produttori di esse fossero generati da un’anima generativa delle piante?* Bollettino della Società Veneto-Trentina di Scienze Naturali, **6**, pp. 1-7.
- TROTTER A., 1921-23 – *Intorno all’evoluzione morfologica delle galle.* Marcellia, **XX**, pp. 85-92.
- TROTTER A., 1922 – *Intorno all’evoluzione morfologica delle galle.* Marcellia, **XIX**, pp. 120-137.
- ZHAO C., ESCALANTE L.N., CHEN H., BENATTI T.R., QU J., CHELLAPILLA S., WATERHOUSE R.M., WHEELER D., ANDERSSON M.N., BAO R., 2015 – *A massive expansion of effector genes underlies gall formation in the wheat pest Mayetiola destructor.* Current Biology, **25**, pp. 613-620.

